

УДК 576.895.121 : 595.34

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЦЕСТОДЫ NIPPOTAENIA MOGURNDAE (NIPPOTAENIIDAE, NIPPOTAENIIDAE)

Н. И. Демшин

Впервые изложены результаты экспериментального изучения постэмбрионального развития нишпотений на примере *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Miyata, 1940. Описаны морфологические изменения метацисты на всех стадиях развития в промежуточном хозяине — циклопе *Mesocyclops leuckarti* Claus.¹

Род *Nippotaenia* Yamaguti, 1939, в состав которого входит всего два представителя: *N. mogurndae* Yamaguti et Miyata, 1940 и *N. chaenogobii* Yamaguti, 1939, выделяется в самостоятельный отряд *Nippotaeniidea* с единственным сем. *Nippotaeniidae*. Эта своеобразная группа цестод паразитирует в кишечнике пресноводных бычковых рыб Японии и советского Дальнего Востока. До настоящего времени было выяснено, что промежуточным хозяином для *N. chaenogobii* являются рачки-диаптомусы (Yamaguti, 1939, 1959), для *N. mogurndae* — циклопы, в полости тела которых Мамаев (1971) нашел два процеркоида и описал их. Этим исчерпываются сведения о развитии представителей отряда.

Биология *N. mogurndae* исследована нами экспериментально в условиях полевой лаборатории, расположенной на территории Ханкайского рыбхоза Приморского края. Из водоемов Приханкайской низины в июне—июле 1980 г. нами добыты особи головешки-ротана (*Perccottus glehni*), поголовно зараженные *N. mogurndae* и с высокой (до 50 экз.) интенсивностью. Зрелые членики цестод отбирали в чашку Петри с прудовой водой. Ракообразных вылавливали из водоемов, расположенных вблизи полевой лаборатории, проверяли на спонтанную зараженность и рассаживали в солонки, куда добавляли зрелые яйца нишпотений. После 20-минутной экспозиции рачков промывали от яиц цестоды и сажали в пол-литровые стеклянные банки с прудовой водой, которые в продолжение всего опыта находились в лаборатории при температуре 20—22°. Метацисты обнаружены у веслоногого рачка *Mesocyclops leuckarti* Claus. Из циклопов готовили временные препараты и просматривали под микроскопом. Личинок изучали непосредственно в теле промежуточного хозяина или же предварительно извлекали и помещали в физиологический раствор.

Зрелые яйца *N. mogurndae* имеют две очень тонкие оболочки: наружную и вторую, плотно прилегающую к онкосфере. В воде наружная оболочка набухает, расправляется и становится обычно сферической. Размер яйца $0.08\text{--}0.14 \times 0.10\text{--}0.18^2$, эмбриональных крючков — 0.016 (рис. 1, 1). При заглатывании инвазионных яиц наружная оболочка остается в верхних хитинизированных отделах пищеварительной системы рачка, а онкосферы попадают в просвет кишечной трубки и передвигаются с его содержимым, непрерывно меняя форму тела и положение эмбриональных крючков. С помощью таких движений личинки прикрепляются эмбриональными крючками к кишечнику, а затем, вероятно, при участии пенетральных желез, проникают в целом. В наших опытах онко-

¹ Вид промежуточного хозяина определила сотрудница Дальневосточного университета Н. В. Тяпкина, за что выражаем ей сердечную благодарность.

² Здесь и далее размеры даны в миллиметрах.

сферы обнаружены в кишечнике промежуточного хозяина *M. leuckarti* спустя 20—30 мин, а в полости тела — через 50—60 мин после контакта рачков с яйцами цестоды. Через 14 ч онкосферы находились дорсально от кишечника в грудных сегментах циклопа, имели сферическую форму, размером $0.028 \times 0.03 \times 0.033$. Слабые движения наблюдались и у эмбриональных крючьев (рис. 1, 2; 2, 1. см. вкл.)

На 4-й день метацестоды, окруженные мембраной, находились там же. На противоположном от эмбриональных крючьев полюсе происходит пролиферация клеток и быстрый рост переднего отдела. За счет этого длина процер-

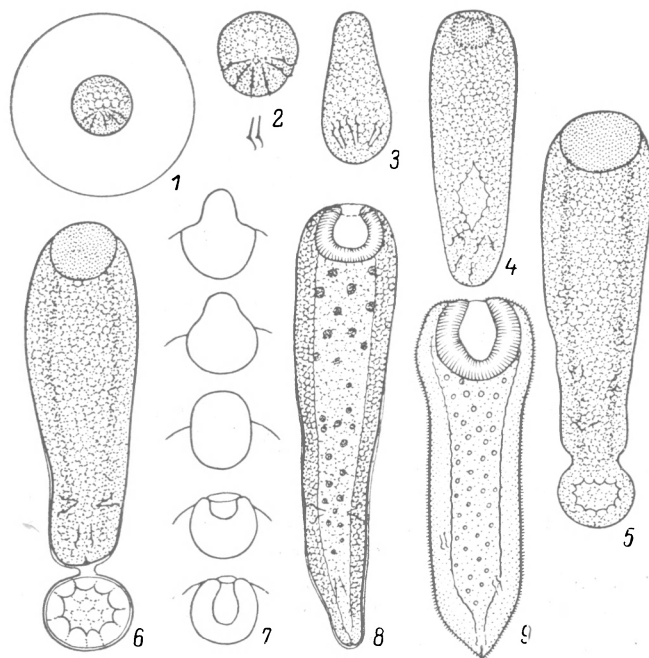


Рис. 1. Развитие метацестоды *Nippotaenia mogurndae* в промежуточном хозяине — циклопе *Mesocyclops leuckarti*.

1 — взрослое яйцо; 2 — личинка через 14 ч развития; 3 — метацестода на 4-й день развития, 4 — на 6-й, 5-й — на 8-й, 6 — на 10—11 дни; 7 — последовательность изменения формы присоски; 8 — морфологически зрелая метацестода на 12-й день; 9 — юная ниппотения из кишечника головешки-ротана с признаками морфологически зрелой метацестоды.

когда увеличивается до $0.039 \text{—} 0.046$, ширина — до $0.019 \text{—} 0.028$. В основании эмбриональных крючьев видна первичная полость. Личинки непрерывно меняют форму тела, особенно подвижен передний конец (рис. 1, 3; 2, 2). На 6-й день размер процеркоида более чем удваивается: длина достигает $0.084 \text{—} 0.123$, ширина — $0.022 \text{—} 0.056$. На переднем конце заметно обособляется почти круглая присоска 0.033 в диаметре, а в задней половине тела (впереди эмбриональных крючьев) находится первичная полость, которая по мере развития метацестоды выселяется каудально. Одновременно с этим эмбриональные крючья перемещаются в шейку и оказываются впереди первичной полости (рис. 1, 4; 2, 3). В последующие два дня длина процеркоида увеличивается до $0.224 \text{—} 0.280$, ширина — $0.061 \text{—} 0.081$. На заднем конце терминально возникает небольшой пальцеобразный вырост, из которого развивается, а на 10—11-е сутки отделяется хвостовой придаток, размером 0.058×0.056 . В центре хвостового придатка расположена первичная полость, стенка которой образована одним слоем клеток, заключенных в мембрану, одевающую все тело метацестоды. Присоска четко обособлена от окружающей ткани, она способна несколько расширяться и конусообразно вытягивать свой терминальный край (рис. 1, 5; 2, 4—6).

На 10—11-е сутки длина метацестоды без хвостового придатка — $0.168 \text{—} 0.252$, ширина — $0.07 \text{—} 0.168$. Эмбриональные крючья расположены в задней половине шейки. Хорошо развитая присоска $0.048 \text{—} 0.056$ ширины и 0.042—

0.056 глубины. Она способна вытягиваться в виде конуса, затем передний край расширяется и принимает последовательно форму груши, затем овала. После этого диаметр присоски увеличивается, ее передний край инвагинирует и образует колбовидное углубление. Хвостовой придаток с первичной полостью, размером 0.064×0.070 , отделен от тела метацестоды и вместе с нею одет тонкой слегка отслаивающейся мембраной. С ее помощью хвостовой придаток некоторое время остается связанным с процеркоидом, затем отрывается и у 12-дневных обычно отсутствует. У места отрыва края мембраны соединяются, и личинка оказывается под ее защитой (рис. 1, 6, 7; 2, 7).

Метацестоды 12-дневного возраста морфологически зрелы и инвазионны для окончательного хозяина. Они $0.300-0.350$ длины и $0.133-0.173$ ширины. Присоска размером 0.067×0.089 имеет толстые стенки. Тело метацестоды весьма подвижно, поэтому ее размер постоянно меняется. Значительное место занимает волнообразное перистальтическое изменение тела, которое начинается от переднего конца и перемещается к заднему. Оно оказывает влияние и на форму присоски: из обычно колбовидной с закругленным дном она может быть и грушевидной. Все тело метацестоды покрыто тонкой мембраной, под которой хорошо заметны щетинки длиной $0.002-0.003$. Аналогичные образования у процеркоида *Trienophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (*Trienophoridae*) относятся к микротрихиям (Куперман, 1973). Выделительная система представлена сложной сетью мелких и крупных каналов. Главные каналы берут начало от присоски и тянутся вдоль тела к заднему концу. От них отходят многочисленные ответвления мелких сосудов, которые образуют густую сеть в паренхиме метацестоды. Три пары эмбриональных крючьев расположены в задней трети тела (рис. 1, 8; 2, 8-10).

Для выяснения инвазионной стадии метацестоды и тех изменений, которые происходят у нее при переходе из полости тела промежуточного хозяина в кишечник головешки-ротана, нами пойманы и вскрыты мальки этой рыбы, в кишечнике которых найдены юные ниппотении с признаками личинки. Их длина $0.28-0.35$, ширина $0.067-0.078$. Наружной мембраны нет. Поверхность тела покрыта густым слоем микротрихий 0.004 длиной (рис. 1, 9). В кишечнике окончательного хозяина паразиты растут и развиваются, они продолжительно остаются живыми и в содержимом кишечника. Достаточно поместить юных ниппотений в пресную воду, чтобы они погибли, тогда как метацестоды, окруженные мембраной, остаются живыми (они продолжительно живут и в физиологическом растворе). Эти наблюдения дают основание рассматривать мембрану, окружающую метацестоду, тем личиночным органом, который защищает дефинитивные органы (сколекс и шейку) в период развития в промежуточном хозяине и при переходе из циклопа в окончательного хозяина. Три пары эмбриональных крючьев длиной 0.016 находятся в задней половине шейки.

Морфология, а также размеры тела и отдельных органов юных ниппотений и 12-дневных метацестод идентичны. Метацестоды отличались от ниппотений лишь наличием мембраны, которая была сброшена в кишечнике окончательного хозяина. Следовательно, головешка-ротан заразился метацестодой, развитие которой продолжалось не менее 12 дней.

ОБСУЖДЕНИЕ

Личинки цестод состоят из двух компонентов, имеющих универсальное распространение: дефинитивного и лярвального, которые, образуя единый организм, могут рассматриваться как самостоятельные. Дефинитивные элементы (сколекс и шейка) весьма консервативны, они дают начало ленточным формам при переходе в окончательного хозяина. Лярвальные компоненты представляют совокупность превентивных структур, обеспечивающих развитие и переживание дефинитивных отделов в промежуточном хозяине и отторгающихся при переходе к имагинальной стадии (Краснощев, 1982). Дефинитивные элементы и лярвальные компоненты адаптированы к разным экологическим условиям, поэтому возможна эволюция личиночного органа как самостоятельной структуры. Это хорошо прослеживается при сравнении развития хвостового придатка и личиночного органа *N. mogurndae* (*Nippotaeniidea*), представителей рода

Archigetes и процеркоидов кариофиллид (Caryophyllidea), а также метацестод рода *Aploparaksis* (Cycliphyllidea).

Уордл и Маклеод (Wardle, McLeod, 1952) пишут, что у онкосферы имеются две различные мембраны: внутренняя, которая является эмбриональной пленкой, и внешняя — экстраэмбриональная бластодерма. Последнюю мы обнаружили, кроме ниппотений, у онкосфер цестоды *Paraproteocephalus parasiluri* (Zmeev, 1936), представителей рода *Gangesia* (Proteocephalata) и рода *Aploparaksis*. Фриман (Freeman, 1964), Фишер (Fischer, 1968) и Уооттен (Wootten, 1974) наблюдали ее у личинок некоторых протеоцефалей, проникших в кишечник промежуточного хозяина, и назвали внутренней мембраной, Мид и Олсен (Mead, Olsen, 1971) — онкосферной мембраной. По нашим наблюдениям, экстраэмбриональная бластодерма, обладая значительной эластичностью, плотно прилегает к телу личинки и вместе с ней проникает в кишечник, а затем, вероятно, в полость тела промежуточного хозяина. Во всяком случае, подобная мембрана обнаруживается вокруг тела личинки на 2—4-й дни после заражения и, как показывают наблюдения, синхронно развивается с процеркоидом. Ее разрушение приводит к гибели метацестоды на всех стадиях развития.

Проникшие в полость тела промежуточного хозяина онкосферы начинают свое развитие с пролиферации клеток у противоположного от эмбриональных крючьев полюса. У личинок членистых цестод, включая ниппотений, через 2—4 дня возникает и развивается первичная полость, тогда как у кариофиллид ни нам, ни другим исследователям обнаружить ее не удалось. У всех метацестод идентично закладываются и растут дефинитивные отделы (сколекс, шейка), тогда как генезис хвостового придатка и лярвального органа различен. В онтогенезе кариофиллид личиночный орган отсутствует, а хвостовой придаток развивается из той же ткани, что и дефинитивные отделы; он появляется рано и растет по мере развития паразита (Демшин, Дворядкин, 1980; Calentine, 1964); у лярвоцист рода *Aploparaksis* происхождение хорошо развитого личиночного органа связано с хвостовым придатком и сомой (цистой) (Краснощеков, 1982; Демшин, 1984), тогда как у метацестоды *N. mogurndae* лярвальный орган представлен только мембраной, под защитой которой растут и развиваются дефинитивные отделы. Аналогичную оболочку наблюдали у процеркоидов *Diphyllbothrium latum* (Vogel, 1930), *Proteocephalus exiguus* (Аникеева, 1982) и мы у двух видов рода *Gangesia* и *Paraproteocephalus parasiluri*.

В конце развития метацестоды *N. mogurndae* первичная полость из дефинитивных отделов выселяется каудально, а из заднего конца личинки эмбриональные крючья перемещаются в среднюю часть шейки. Эта особенность постэмбрионального развития дает основание полагать, что в филэмбриогенезе ниппотений произошло объединение церкомера с дефинитивным отделом, поэтому хвостового придатка в том виде, как мы его представляем у церкомерных цестод, у ниппотений быть не может. Его появление в онтогенезе этих паразитов связано с удалением первичной полости. Таким образом, личиночный орган и хвостовой придаток ниппотений имеют иное происхождение, чем у цестод рода *Archigetes*, процеркоидов кариофиллид и лярвоцист рода *Aploparaksis*.

Л и т е р а т у р а

- А н и к и е в а Л. В. Развитие *Proteocephalus exiguus* в промежуточных хозяевах. — В кн.: Экология паразитических организмов в биогеоценозах севера. Карел. филиал АН СССР, Петрозаводск, 1982, с. 114—128.
- Д е м ш и н Н. И. Постэмбриональное развитие цестоды *Aploparaksis crassirostris* (Hymenolepididae). — Паразитология, 1984, т. 18, вып. 1, с. 40—48.
- Д е м ш и н Н. И., Д в о р я д к и н В. А. Биология *Khawia sinensis* Hsü, 1935 (Caryophyllidea, Cestoda) — паразита амурского сазана. — Гидробиол. журн., 1980, т. 26, вып. 2, с. 77—82.
- К р а с н о щ е к о в Г. П. Лярвогенез и морфологическая изменчивость тегумента личинок высших цестод. — Автореф. докт. дис. М., 1982. 43 с.
- К у п е р м а н Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л., Наука, 1973. 208 с.
- М а м а е в Ю. Л. Личинки гельминтов в пресноводных ракообразных Приморского края. — В кн.: Паразиты животных и растений Дальнего Востока. Владивосток, Дальневосточное книжное изд-во, 1971, с. 120—132.

- Calentine R. L. The life cycle of *Archigetes iowensis* (Cestoda: Caryophyllaeidae). — J. Parasitol., 1964, vol. 50, N 3, p. 454—458.
- Fischer H. The life cycle of *Proteocephalus fluviatilis* Bangham (Cestoda) from small-mouth bass, *Micropterus dolomieu* Lacépède. — Canad. J. Zool., 1968, vol. 46, p. 569—576.
- Freeman R. S. On the biology of *Proteocephalus parallacticus* (MacLulich) (Cestoda) in Algonquin Park, Canada. — Canad. J. Zool., 1964, vol. 42, p. 387—408.
- Mead R. W., Olsen O. W. The life cycle and development of *Ophiotaenia filaroides* (La Rue, 1909) (Proteocephala: Proteocephalidae). — J. Parasitol., 1971, vol. 57, N 4, p. 869—874.
- Vogel H. Studien über Entwicklung von *Diphylobothrium*. 2. Teil: Die Entwicklung des Procercoids von *Diphylobothrium latum*. — Z. Parasitkde, 1930, Bd 2, S. 629—644.
- Wardle R. A., McLeod J. A. The Zoology of Tapeworms. London, 1952. 780 p.
- Wootton R. Studies on the life history and development of *Proteocephalus percae* (Müller) (Cestoda: Proteocephalidae). — J. Helminthol., 1974, vol. 48, N 4, p. 269—280.
- Yamaguti S. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 28. *Nippotaenia chaenogobii*, a new cestode representing new order from freshwater fishes. — Japan. J. Zool., 1939, vol. 8, p. 285—289.
- Yamaguti S. Systema helminthum. Vol. 2. The cestodes of vertebrates. — Int. Publ. New York, London, 1959. 860 p.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток

Поступило 30 IX 1983

POSTEMBRYONAL DEVELOPMENT OF THE CESTODE NIPPOTAENIA MOGURNDÆ (NIPPOTAENIIDÆ, NIPPOTAENIIDÆ)

N. I. Demschin

S U M M A R Y

Postembryonal development of *Nippotaenia mogurndæ* Yamaguti et Miyata, 1940 (Nippotaeniidea, Nippotaeniidae) was studied experimentally. Morphological changes of this metacestode at all developmental stages in its intermediate host, *Mesocyclops leuckarti* Claus, are described.

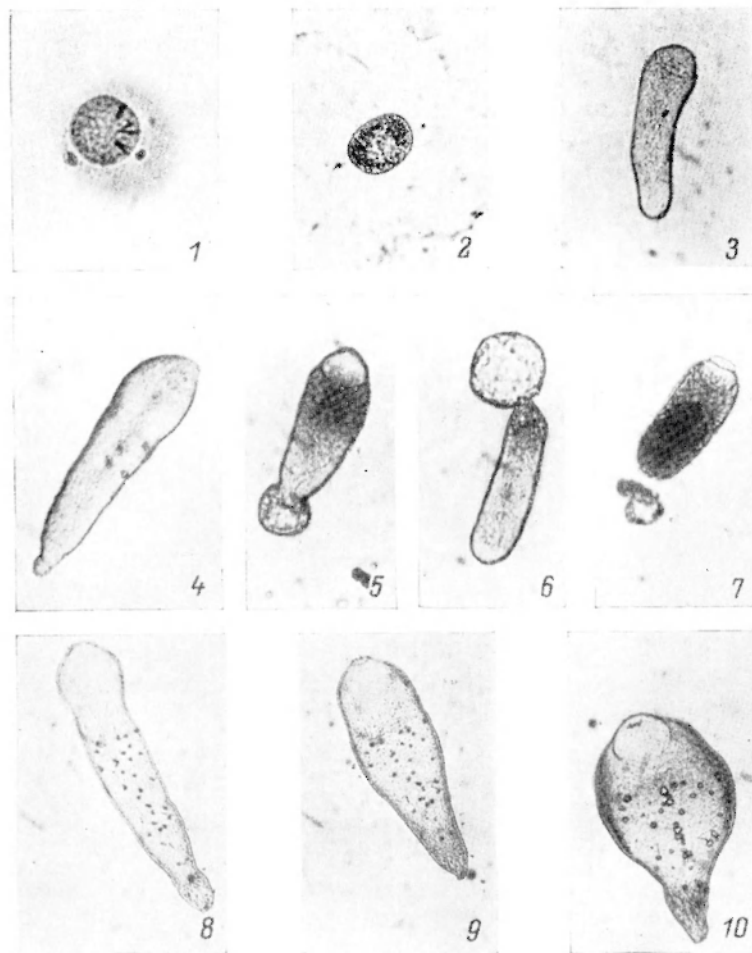


Рис. 2. Микрофотографии стадий лярвогенеза *Nippotaenia mogurndae*.

1 — личинка через 14 ч развития в промежуточном хозяине — циклопе *Mesocyclops leuckarti*; 2 — метацистода на 4-й день развития, 3 — на 6 й; 4—7 — последовательность развития хвостатого придатка и его отделение, 8—11 й дни; 8—10 — морфологически зрелая метацистода на 12-й день.